

# Conduite de l'amélioration génétique de l'adaptation à la sécheresse en fonction de ses mécanismes physiologiques (1)

J.-L. B. KHALFAOUI (2)

**Résumé.** — Les progrès de la physiologie dans la compréhension des mécanismes physiologiques d'adaptation à la sécheresse offrent de nouvelles perspectives à l'amélioration génétique pour les zones semi-arides. La définition des contraintes que cet objectif impose permet de dégager une méthodologie basée sur une approche pluridisciplinaire faisant intervenir les données bioclimatologiques, physiologiques et génétiques. L'objectif étant de cumuler dans un même matériel génétique des comportements favorables aux différents mécanismes physiologiques d'adaptation à la sécheresse, ce sont les méthodes de sélection récurrente qui sont les mieux adaptées.

## I. — INTRODUCTION

Jusqu'à présent, la plupart des progrès dans la sélection pour l'adaptation à la sécheresse ont été obtenus de façon indirecte, c'est-à-dire, non pas en évaluant le degré d'adaptation proprement dite des individus, puisque les moyens pour le faire n'étaient pas disponibles, mais en mesurant son influence sur la productivité en condition de sécheresse [Sullivan, 1972, O'Toole, 1977]. Cette méthode, qui s'apparente à la sélection naturelle, en a l'efficacité, ses obtentions l'ont prouvé, mais également ses limitations. Elle est sujette à l'interférence d'autres facteurs du milieu et, étant donné la forte variabilité de l'intensité de pression de sélection qu'elle impose [Lewis, 1982], elle entraîne un progrès génétique aléatoire et donc lent.

Afin de permettre à l'amélioration génétique de dépasser le niveau qu'elle a atteint par sélection indirecte, où elle semble plafonner dans la plupart des espèces cultivées, et de suivre une progression plus soutenue, la physiologie offre de nouvelles possibilités basées sur une sélection portant directement sur les caractères physiologiques d'adaptation à la sécheresse, à présent mieux connus.

Le but de cette communication est de tenter de dégager les grandes lignes d'une méthodologie permettant de mettre sur pied un programme d'amélioration de l'adaptation à la sécheresse portant directement sur ses caractères physiologiques.

Etablir une méthodologie c'est, tout d'abord, permettre de déterminer l'ensemble des contraintes que l'objectif impose. Pour cela, on définira les questions préalables à l'élaboration d'un tel programme, capables par leurs réponses de cerner ces contraintes. Dans un deuxième temps, on tentera de définir le type de méthode de sélection en mesure de les satisfaire.

## II. — CONTRAINTES LIÉES À L'AMÉLIORATION DE L'ADAPTATION À LA SÉCHERESSE

### 1. — Questions préalables à l'élaboration du programme d'amélioration.

a) A quelle forme de sécheresse doit-on faire face ?

*En fonction de l'espèce :*

b) Quels sont les stades critiques d'intervention de la sécheresse dans la vie de la plante ?

c) Etant donné la réponse aux 2 premières questions, quels caractères physiologiques permettant l'adaptation à la sécheresse doit-on sélectionner et dans quel sens ?

d) Existe-t-il une variabilité génétique disponible pour ces caractères ?

*Si oui :*

e) Quels tests d'évaluation adopter pour les sélectionner ?

f) Quels géniteurs employer ?

g) Quelle est la génétique de ses caractères ?

Ces questions dépassent le domaine d'action propre au sélectionneur. Elles vont donc imposer une approche pluridisciplinaire. Le bioclimatologiste définit le type de sécheresse sévissant dans la région où doit être développée la variété. Au physiologiste revient le soin de déterminer les stades critiques du développement et les caractères physiologiques à travailler, ainsi que la mise au point des tests de criblage. L'évaluation de la variabilité génétique et le dépistage des meilleurs géniteurs incombent, dans l'idéal, au conservateur des ressources génétiques. Enfin le sélectionneur se charge, pour sa part, d'effectuer l'étude génétique des caractères retenus, de choisir les géniteurs les mieux adaptés et de mettre sur pied le programme de sélection. Pour que chaque réponse soit intégrée parmi les autres, l'information doit circuler entre les différents spécialistes.

(1) Communication présentée au Colloque sur la résistance à la sécheresse en milieu intertropical, 24-27 septembre 1984, Dakar (Sénégal).

(2) Ingénieur de Recherches CIRAD-IRHO détaché à l'Institut Sénégalais de Recherches Agricoles, C.N.R.A. de Bambey (Sénégal).

A cet égard, il faut noter que c'est un manque de liaison et de souci d'intégration entre les disciplines qui est responsable, en comparaison de l'avancement certain de la connaissance des mécanismes physiologiques d'adaptation à la sécheresse, du très petit nombre de travaux d'amélioration génétique qui en sont issus et, par conséquent, du retard qui a été pris.

## 2. — Types de réponses et contraintes qu'elles imposent.

Il existe différents types de sécheresse sévissant dans les zones de culture. Par exemple, pour une même durée de la saison des pluies et un même total limité de précipitations, celles-ci peuvent être réparties soit en faibles pluies fréquentes soit en pluies plus importantes mais séparées par des périodes sèches. En fonction du type de sécheresse, les caractères physiologiques favorables diffèrent. L'idéotype à rechercher n'est donc pas le même. Dans l'exemple ci-dessus la capacité à constituer des réserves en amidon sera inutile dans le cas des petites précipitations régulières, alors que pour le deuxième type de sécheresse, elle permettra aux plantes de survivre durant les périodes de stress hydrique. De même, pour un caractère adaptatif donné l'expression favorable pourra être différente. Un système racinaire très profond sera avantageux pour aller puiser les réserves en eau du sol dans le cas des pluies importantes espacées, alors qu'un système superficiel très dense et bien développé latéralement sera adapté à de petites pluies régulières [Hall, 1979].

Le principal enseignement de la physiologie, dans le domaine de l'adaptation à la sécheresse, est certainement d'avoir mis en évidence et précisé la complexité du phénomène. Ainsi, il existe non pas un stade critique dans la vie de la plante mais plusieurs qui varient d'une espèce à l'autre [Hall, 1979 ; Fischer, 1973 ; Slatyer, 1973 ; Turk, 1979]. De plus, l'adaptation à la sécheresse apparaît comme la résultante de l'intervention de plusieurs mécanismes morphologiques, anatomiques, biochimiques et physiologiques consécutifs ou inductifs [Ahmadi, 1983], plus ou moins spécifiques à chaque espèce. L'amélioration doit donc, pour être efficace, porter sur un certain nombre de caractères complémentaires parmi ces mécanismes adaptatifs. Une fois définis, l'une des difficultés majeures est de fixer le niveau optimal de chacun des caractères [Hall, 1979] afin d'obtenir la réponse la « mieux balancée » possible, compatible avec un comportement agronomique correct.

Avant toute investigation supplémentaire, il importe de déterminer si les caractères choisis disposent d'une variabilité génétique suffisante, au niveau de l'espèce et des espèces apparentées, indispensable à la sélection. Ainsi, bien que l'on connaisse l'importance de la résistance foliaire à la transpiration (RFP) dans les mécanismes physiologiques de réduction des pertes d'eau de la plante [Jones, 1979 ; Ahmadi, 1983], se pose le problème de l'efficacité de la sélection appliquée à ce caractère chez le riz, où est observée une variabilité génétique limitée.

Les tests de criblage, mis au point par le physiologiste, doivent répondre à un certain nombre de conditions : être reproductibles, non destructifs afin d'assurer une descendance aux individus retenus et capables d'évaluer rapidement un très grand nombre de plantes. Ce nombre maximal constituera la principale contrainte au programme d'amélioration puisqu'il va conditionner l'efficacité de la sélection.

La sélection naturelle et la sélection indirecte à partir du rendement ont eu pour effet de disperser les meilleures expressions aux divers caractères d'adaptation dans différentes sources génétiques. En effet, par leur processus même, tout progrès pour un certain nombre de caractères provoque une baisse de la pression de sélection sur le reste des caractères adaptatifs, baisse d'autant plus grande, donc niveau d'autant plus faible, que le progrès est important de l'intensité de la pression de sélection variable. Par exemple, une bonne expression aux caractères d'évitement a tendance à en entraîner une mauvaise à ceux de tolérance. Le cas du comportement photosynthétique du blé est à cet égard très significatif. Il existe pour ce caractère, deux types de variétés résistantes à la sécheresse : celles qui constituent des réserves préalables afin de supporter les périodes sèches et celles qui ont la capacité de photosynthétiser même en condition de stress [Hurd, 1974]. C'est ainsi que les différentes sources génétiques ont, si l'on peut dire, « misé » sur un très petit nombre de caractères plus ou moins aléatoirement différents d'un génotype à l'autre. Le but de la sélection, telle qu'elle est envisagée, ici, étant de cumuler le maximum de bonnes expressions aux caractères d'adaptation à la sécheresse, cela impose de multiplier le nombre de géniteurs et de les choisir très soigneusement pour leurs qualités complémentaires ; d'où la nécessité d'un travail de croisement important. Les espèces sauvages apparentées seront à considérer avec attention car elles possèdent souvent un bon niveau d'expression pour les caractères de rusticité.

Au niveau génétique, deux informations sont déterminantes : l'existence de corrélations entre caractères et l'hérédité de ceux assurant l'adaptation à la sécheresse.

L'existence et la nature des relations éventuelles liant les caractères d'adaptation, et entre ceux-ci et certains caractères agronomiques, vont conditionner la conduite du programme d'amélioration. Ces dépendances qui peuvent être mesurées par l'étude de corrélations ou par analyse factorielle de correspondance ou en composantes principales vont :

- soit faciliter la sélection lorsqu'elles sont positives, par exemple chez le riz pluvial entre les deux caractères d'adaptation suivants : système racinaire profond à racines de diamètre important plus ou moins ramifiées et tallage faible [Ahmadi, 1983],

- soit la compliquer lorsqu'elles sont négatives. Dans ce cas on déterminera si cette dépendance est d'ordre génétique ou physiologique. Si elle est génétique, on peut espérer rompre la liaison par recombinaison génétique. Si elle est physiologique, la rupture est impossible, le seul recours devient la recherche du meilleur équilibre possible entre les facteurs de l'antagonisme. C'est le cas dans l'opposition entre la limitation de la transpiration par fermeture des stomates et la baisse de l'activité photosynthétique [Cowan, 1977].

L'étude génétique des caractères d'adaptation, par mesure des héritabilités ou par analyse de diallèles entre autres, renseignera sur leur degré de complexité génétique, c'est-à-dire le nombre et le mode d'action des gènes intervenant dans leur expression. Plus les caractères seront génétiquement complexes plus leur héritabilité sera faible et la tâche du sélectionneur difficile. De très rares études génétiques ont été réalisées. Elles indiquent des résultats variables suivant les caractères étudiés et pour un même caractère suivant l'espèce. Chez le riz Ahmadi [1983] trouve une hérédité plutôt simple (effets additifs prépondérants) pour l'augmentation de la résistance foliaire à la

transpiration en fonction de l'augmentation de la pression osmotique exercée sur les racines et pour différents caractères du développement racinaire. Par contre, De Souza *et al.* obtiennent pour la vitesse totale de croissance racinaire chez le cotonnier, une héritabilité très moyenne 0,37 [1982, non publié], donc une hérédité assez complexe. De même, pour la résistance protoplasmique, ils obtiennent 0,38 et 0,30 suivant la technique utilisée [1984] et, pour l'importance des réserves en amidon, 0,22 [1982, non publié].

### III. — MISE SUR PIED D'UN PROGRAMME D'AMÉLIORATION

L'utilisation des tests physiologiques de criblage peut prendre deux voies. Dans les deux ils serviront tout d'abord à choisir les géniteurs de départ pour un certain nombre de caractères adaptatifs jugés fondamentaux. Ensuite deux options sont possibles.

Dans la première, l'amélioration est conduite par sélection indirecte en condition de stress hydrique et les lignées stabilisées obtenues sont criblées à l'aide des tests physiologiques. Cette démarche s'impose lorsque les tests sont trop « lourds » pour pouvoir être appliqués à grande échelle ou lorsqu'ils ne sont pas assez sélectifs pour pouvoir juger un génotype sur un seul exemplaire comme c'est le cas en début de ségrégation où chaque individu est génotypiquement unique, enfin lorsque les moyens disponibles sont limités. En plus des limitations de la sélection indirecte précédemment citées, l'inconvénient majeur de cette première voie est de faire intervenir les tests physiologiques lorsque tout est déjà génétiquement joué. Ils ne participent pas au « façonnement » des génotypes.

Dans la deuxième option, la sélection va être menée à l'aide des tests physiologiques. Son avantage est de maintenir la pression de sélection sur chacun des caractères tout au long du programme de sélection.

Ce sont les méthodes de sélection applicables à cette deuxième voie beaucoup plus potentielle pour l'amélioration de l'adaptation à la sécheresse, que nous allons examiner brièvement.

#### 1. — Limitations des méthodes de sélection classiques.

Les méthodes classiques de création variétale (généalogiques, Bulk, SSD) chez les espèces autogames et allogames auront une portée limitée sur un caractère aussi polygénique que l'adaptation à la sécheresse car elles présentent deux inconvénients majeurs. Elles font intervenir :

- un nombre limité de géniteurs, le plus souvent deux, rarement plus de trois, ce qui limite le nombre d'allèles favorables disponibles,

- un nombre limité de recombinaisons efficaces puisque l'on tend rapidement vers l'homozygotie, ce qui limite les chances de réunir dans un même génotype les allèles favorables en une bonne balance interne.

Ces méthodes devront être réservées au cas où un très petit nombre de caractères auront été définis comme déterminants pour l'adaptation à la sécheresse de l'espèce travaillée.

#### 2. — La sélection récurrente.

La sélection récurrente [Gallais, 1977, 1978a, b, 1981] consiste, à partir d'une population de départ à variabilité génétique large, en une succession de cycles de sélection comprenant chacun une phase de choix des meilleurs individus et une phase de brassage génétique où ils sont intercroisés.

Elle présente trois avantages majeurs :

- elle assure un progrès constant et prolongé, en évitant les pertes de variabilité intéressante,
- elle augmente la fréquence des allèles favorables dans la population,
- elle multiplie les recombinaisons génétiques.

Les deux derniers points concourent à augmenter la probabilité de réunir les allèles favorables en un même génotype.

Lorsque le niveau atteint est jugé suffisant, chaque population peut être le point de départ d'une méthode classique de création variétale. La sélection récurrente, préalable aux méthodes classiques, est une voie d'amélioration exigeante en temps et en moyens mais souple d'utilisation. En effet elle permet :

- de concilier l'amélioration à long et à moyen termes,
- d'être « entretenue » par des apports contrôlés de variabilité génétique nouvelle,
- d'être « gelée » momentanément si la priorité est mise sur l'extraction de variétés à partir de la population améliorée.

Le travail préalable, déterminant pour la réussite d'un programme de sélection récurrente, est la création de la population de départ à base génétique large. Pour cela, les géniteurs retenus peuvent servir de parents initiaux à un schéma de croisements « en pyramide » ou en « cercle » [Doussinault, 1981] ; les avantages de ces deux méthodes, par rapport à des croisements au hasard, sont de multiplier le nombre de recombinaisons efficaces et de créer une population constituée d'individus aux génotypes équilibrés entre les différents parents de départ.

Il existe diverses méthodes de sélection récurrente qui diffèrent selon le mode de croisement de l'espèce sélectionnée, manuel ou par stérilité mâle et selon la structure génétique des variétés vulgarisées, soit sous forme de lignées pures, ou d'hybrides [Demarly, 1977].

Actuellement, un programme d'amélioration génétique tentant d'appliquer la méthodologie qui vient d'être développée est en cours de mise en place sur l'arachide à l'Institut Sénégalais de Recherche Agronomique, au C.N.R.A. de Bambey. A partir d'un schéma de croisements « en pyramide » à huit variétés, il consiste en une sélection récurrente sur tests de descendance issues d'antofécondations.

### IV. — CONCLUSION

L'inconvénient majeur d'un programme d'amélioration variétale basé sur la sélection récurrente est, comme tout travail de fond, l'obtention à long terme du progrès maximal. Mais cette contrainte s'impose d'elle-même lorsque l'objectif poursuivi est l'amélioration d'un caractère faisant intervenir de façon aussi globale et intégrée la physiologie de la plante. Pour un tel caractère, toute amélioration à court terme ne peut être que limitée.

## BIBLIOGRAPHIE

- [1] AHMADI N. (1983). — Variabilité génétique et hérédité de mécanismes de tolérance à la sécheresse chez le riz *Oryza sativa* L. 1. — Développement du système racinaire. 2. — Sensibilité stomatique au déficit hydrique *Agron. trop.*, **38**, 2, p. 110-122.
- [2] COWAN T. R., FARQUHAR G. O. (1977). — Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, **31**, p. 471-505.
- [3] DEMARLY Y. (1977). — *Génétique et amélioration des plantes*. Ed. Masson, Paris.
- [4] DOUSSINAULT G., TROTTET M. (1981). — Application de la sélection récurrente aux espèces autogames ou allogames non strictes. Allogamisation des autogames. *Le sélectionneur français*, **29**, p. 25-33.
- [5] FISCHER R. A. (1973). — The effect of water stress at various stages of development on yield processus in wheat. In : *Plant response to climatic factors*. Slatyer R.O., ed., p. 233-241, UNESCO, Paris.
- [6] GALLAIS A. (1977). — Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés. I. — *Ann. Amél. Plantes*, **27**, p. 281-329.
- [7] GALLAIS A. (1978 a). — Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés. II. — Le concept de valeur variétale et ses conséquences pour la sélection récurrente. *Ann. Amél. Plantes*, **28**, p. 269-289.
- [8] GALLAIS A. (1978 b). — Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés. III. — La sélection récurrente réciproque. *Ann. Amél. Plantes*, **28**, p. 637-666.
- [9] GALLAIS A. (1981). — Amélioration des populations en vue de la création de variétés. *Le sélectionneur français*, **29**, p. 5-23.
- [10] HALL A. E., FOSTER F. W., WAINES J. G. (1979). — Crop adaptation to semi-arid environments. In : *Agriculture in semi-arid environments*. A. E. HALL, G. H. CANNELL, H. W. LAWTON, ed., p. 148-179, Springer-Verlag, Berlin, New York.
- [11] HURD E. A. (1974). — Phenotype and drought tolerance in wheat. *Agric. Meteorol.*, **14**, p. 39-55.
- [12] JONES H. G. (1979). — Stomatal behavior and breeding for drought resistance. In : *Stress physiology in crop plants*, Mussel and Staples, ed., Wiley Interscience, New-York.
- [13] LEWIS C. F., CHRISTIANSEN M. N. (1982). — Breeding plants for stress environments. In : *Stress Environments*, p. 151-177.
- [14] O'TOOLE J. C., CHANG T. T. (1977). — Drought resistance in cereals : Rice, a case study *Proc. Int. Conf. Stress Physiol. of Plant useful in Food Prod.*, Boyce Thompson Inst., Yonkers, N.Y., June 28-30, 1977.
- [15] SLATYER R.O. (1973). — The effect of internal water status on plant growth, development, and yield. In : *Plant response to climatic factors*. Slatyer R. O., ed., p. 177-191, UNESCO, Paris.
- [16] DE SOUZA J. G., VIEIRA da SILVA J. B., GILES J. A., NETO M. B. (1984). — Selection for water stress tolerance in upland cotton in the northeast of Brazil. *Trop. Agric., Trin.*, **61**, 1, p. 2-4.
- [17] SULLIVAN C. Y. (1972). — Mechanisms of heat and drought resistance in grain sorghum and methods of measurement. In : *Sorghum in the seventies*. Rao N. G. P. and L. R. House, éd., p. 247-264 Oxford and IBH, New-Delhi.
- [18] TURK K. J. (1979). — Adaptation of cowpeas [*Vigna unguiculata* (L.) Walp] to drought. *Ph D. Thesis*. Riverside, Univ. California, U.S.A.

## SUMMARY

**Approach to genetic improvement of adaptation to drought depending on physiological mechanisms.**

J.-L. B. KHALFAOUI, *Oléagineux*, 1985, **40**, N° 6, p. 329-334.

The advance made by physiology in the understanding of physiological mechanisms of adaptation to drought offers new perspectives in genetic improvement for semi-arid zones. The definition of constraints imposed by this objective enables determination of a methodology based on a multidisciplinary approach using bioclimatological, physiological and genetic data. As the aim is to accumulate behaviour patterns favourable to the different physiological mechanisms of adaptation to drought in the same genetic material, recurrent selection methods are the best adapted.

## RESUMEN

**Manejo del mejoramiento genético de la adaptación a la sequía en función de los mecanismos fisiológicos de esta adaptación.**

J.-L. B. KHALFAOUI, *Oléagineux*, 1985, **40**, N° 6, p. 329-334.

Los avances de la fisiología en la comprensión de los mecanismos fisiológicos de adaptación a la sequía ofrecen nuevas perspectivas a la mejora genética para las áreas semiáridas. La definición de las limitaciones que este objetivo impone permite sacar una metodología basada en un enfoque pluridisciplinario que integra datos bioclimatológicos, fisiológicos y genéticos. Siendo el objetivo el de acumular en el mismo material genético comportamientos favorables a los diferentes mecanismos fisiológicos de adaptación a la sequía, los métodos de selección recurrente resultan los más adecuados.

## Approach to genetic improvement of adaptation to drought depending on physiological mechanisms (1)

J.-L. B. KHALFAOUI (2)

## I. — INTRODUCTION

To date, the greatest progress made towards selection for adaptation to drought has been achieved indirectly, not by assessing the degree of adaptation displayed by the individuals, since the resources were not available, but by measuring its influence on productivity under drought conditions [Sullivan, 1972 ; O'Toole, 1977]. This method, which is related to natural selection, is just as efficient, as its results have proved, but is also has its limitations : it is vulnerable to interference from other

environmental factors and, given the high variability of selection pressure intensity which it imposes [Lewis, 1982], random and therefore slow genetic progress is made.

To enable genetic improvement to go beyond the level it has reached using indirect selection, where it seems to level out for the majority of cultivated species and to obtain steadier progression, physiology offers new possibilities involving selection based directly on the physiological characters of adaptation to drought, which are currently better known.

This paper sets out to give a broad outline for a methodology making it possible to implement a programme for improving adaptation to drought, with direct bearing on its physiological characters.

The first step in establishing a methodology is to determine the constraints imposed by the objectives to be achieved. This can be done by defining the questions whose answers enable definition of these constraints, prior to drawing up the programme. Secondly,

(1) Communication presented to the Conference on Resistance to drought in the intertropical environment, 24-27 September 1984, Dakar (Senegal).

(2) Research Engineer with the CIRAD/IRHO on secondment to the « Institut Sénégalais de Recherches Agricoles-CNRA » Bambey (Senegal).



an attempt is made to determine which type of selection method is best placed to meet the conditions imposed.

## II. — CONSTRAINTS ASSOCIATED WITH IMPROVEMENT OF ADAPTATION TO DROUGHT

### 1. — Questions prior to drawing up an improvement programme.

a) What type of drought is to be countered ?

*Depending on the species in question :*

b) What are the critical stages of drought occurrence in the life of the plant ?

c) Given the answers to the first two questions, which physiological characters enabling adaptation to drought should be selected and in what sense ?

d) Is there available genetic variability for these characters ?

*If so :*

e) What assessment tests should be adopted to select them ?

f) Which parents should be used ?

g) What are the genetics of these characters ?

These questions go beyond the breeder's individual field of activity. A multidisciplinary approach is therefore required. The bioclimatologist defines the type of drought prevailing in the region where the variety is to be developed. A physiologist is responsible for determining the critical stages in development and the physiological characters to be worked on and for developing screening tests. Evaluation of genetic variability and detection of the best parents ideally falls to the curator of genetic resources. Finally, the breeder takes charge of carrying out the genetic study of the characters adopted for the purpose of choosing the most adapted parents and of setting up a breeding programme. To ensure complete integration of responses, communication between the different specialists is essential.

In this respect, it is worth noting here, that it is the lack of liaison and concern for integration between the disciplines which is responsible for the small amount of genetic improvement work done and the fact that it has fallen behind, when compared with the undoubted advance made in the knowledge of physiological mechanisms of drought adaptation.

### 2. — Types of answers and the conditions they dictate.

There exist different types of drought prevailing in the cultivation zones. For example, for a rainy season of the same length and the same limited total amount of precipitation, precipitation may be distributed as either frequent but low rainfall, or as heavy rainfall separated by dry periods. Favourable physiological characters will differ according to the type of drought. The research ideology is therefore not the same. In the above example, the capacity to build up starch reserves is useless in the case of low, regular precipitation, whilst for the second type of drought, it enables the plants to survive during periods of water stress. Likewise, for a given adaptive character, the favourable expression can be different. A very deep root system is useful for extracting the water reserves in the ground in the case of heavy interspersed rainfall, whilst a very dense and laterally well-developed surface system is adapted to low but regular rainfall [Hall, 1979].

The main lesson taught by physiology in the field of adaptation to drought, is certainly to have demonstrated and specified the complexity of the phenomenon. Thus, there is not just one critical phase in the life of the plant, but several which vary from one species to the next [Hall, 1979 ; Fischer, 1973 ; Slatyer, 1973 ; Turk, 1979]. Furthermore, adaptation to drought appears to be consequent upon the intervention of several consecutive or inductive morphological, anatomical, biochemical and physiological mechanisms [Ahmadi, 1983], more or less specific to each species. Hence, if it is to be efficient, improvement must relate to a certain number of additional characters amongst these adaptive mechanisms. Once defined, one of the major difficulties is to fix the optimum level of each of these characters [Hall, 1979] so as to obtain the « most balanced response possible » which is compatible with correct agronomical behaviour.

Before any further investigation, it is important to determine whether the characters selected have sufficient genetic variability at species and related species level, which is indispensable for

selection. Hence, although the significance of leaf resistance to transpiration (LRT) in physiological mechanisms of water loss reduction in plants is known [Jones, 1979 ; Ahmadi, 1983] the problem of the efficiency of the selection applied to this character in rice is posed, where limited genetic variability is observed.

The screening tests, developed by the physiologist, should satisfy a certain number of conditions : they should be reproducible, should be non-destructive, to ensure progeny from the individuals adopted and be capable of rapidly assessing a very large number of plants. This maximum number constitutes the main constraint of the improvement programme, since it is going to determine selection efficiency.

Natural selection and indirect selection on yield have resulted in the dispersal of the best expressions of the various adaptation characters in the different genetic sources. By their very process, all progress in a certain number of characters provokes a drop in selection pressure on the remaining adaptive characters which will be in proportion to progress made in variable selection pressure. For example, good avoidance character expression has a tendency to give bad tolerance character expression. The case of photosynthetic behaviour in corn is very significant in this respect. For this character, there are two types of variety resistant to drought : those which build up advance reserves, so as to withstand dry periods and those which are capable of photosynthesis even under water stress conditions [Hurd, 1974]. It is thus that the different genetic sources have, so to speak, « staked everything » on a small number of characters which differ more or less randomly from one genotype to the other. The aim of selection, such as it is considered here, was to accumulate the maximum number of good drought adaptation character expressions. It was therefore necessary to multiply the number of parents and to select them very carefully for their complementary qualities ; hence the necessity for considerable cross-breeding work. Related wild species need to be paid special attention as they often possess a good level of expression for hardness characters.

At genetic level, two items of data are determinant : the existence of correlation between characters and the heredity of those ensuring adaptation to drought.

The existence and type of any relationship linking adaptation characters, or linking these characters with certain agronomical characters, are going to determine the running of the improvement programme. This dependency, which can be measured by studying correlations or by factorial analysis of correspondence, or in principal components is going to :

— either simplify selection when positive, in the case of rainy season rice between the following two adaptation characters : deep root system with large diameter roots, more or less branched and low tiller rate [Ahmadi, 1983],

— or complicate selection when it is negative. In this case, it will be determined whether this dependency is genetic or physiological. If genetic, an attempt can be made to break the association by genetic recombination. If physiological, the association cannot be broken. The only solution is to obtain the best possible balance between the conflicting factors. Such is the case in the opposition between transpiration limitation by stomatic closure and the lowering of photosynthetic activity [Cowan, 1977].

The genetic study of adaptation characters through heritability measurement or diallel analysis, among other things, will provide information about their genetic complexity, i.e. the number of genes in their expression and their mode of action. The more genetically complex the characters, the lower their heritability and the more difficult the task of the breeder. Very few genetic studies have been made. Their results vary depending on the characters studied and, for the same character, depending on the species. For rice, Ahmadi [1983] finds somewhat simple heredity (preponderant additive effects) for the increase in leaf resistance to transpiration, depending on the osmotic pressure exerted on the roots and for the different root development characters. However, De Souza *et al.* obtain very average heritability 0.37 [1982, unpublished], hence somewhat complex heritability for total root growth speed in the cotton plant. Likewise, for protoplasmic resistance, they obtain 0.38 and 0.30 depending on the techniques used [1984] and for the quantity of starch reserves, 0.22 [1982, unpublished].

## III. — SETTING UP AN IMPROVEMENT PROGRAMME

There are two possible approaches for physiological screening tests. In both cases, the tests are initially used to select original

parents for a certain number of adaptative characters judged fundamental. Two options are then possible.

Firstly, improvement is carried out using indirect selection under water stress conditions and the stabilized family obtained is screened using physiological tests. This approach is inevitable when the tests are too « heavy » to be applied on a true scale, or when they are not selective enough to be able to judge a genotype on a single sample, as is the case at the beginning of segregation where the resources available are limited. In addition to the indirect selection limitations mentioned above, the major disadvantage of the first approach is the use of physiological tests when, genetically, everything is determined. They play no part in « fashioning » genotypes.

Under the second approach, selection will be made using physiological tests. The advantage it offers is that it maintains the selection pressure on each of the characters throughout the breeding programme.

We shall examine briefly the selection methods applied to his second approach, which offers greater potential for improving adaptation to drought.

### 1. — Limitation of standard selection methods.

The standard methods of variety creation (genealogical, bulk, SSD) in autogamous and allogamous species will have limited scope on such a polygenic character as adaptation to drought, since they present two major disadvantages. They involve :

- a limited number of parents, usually two, rarely more than three, which limits the number of favourable alleles available,
- a limited number of efficient recombinations, since there is a rapid tendency to homozygosity, which limits the chance of uniting the favourable alleles in a good internal balance in a same genotype.

These methods should be reserved for the case where a very small number of characters has been defined as the determinant for adaptation to drought of the species being worked on.

### 2. — Recurrent selection.

Recurrent selection [Gallais, 1977, 1978 *a, b*, 1981] consists of a succession of selection cycles, based on an original population with wide genetic variability, each comprising a best individual selection phase and genetic mixing where they are cross-bred.

It offers three major advantages :

- it ensures steady and prolonged progress, avoiding losses of interesting variability,

- it increases the frequency of favourable alleles in the population,

- it multiplies genetic recombinations.

The final two points go to reinforcing the probability of uniting favourable alleles in the same genotype.

When the level reached is judged sufficient, each population can be the starting point for standard variety creation methods. Recurrent selection, prior to standard methods, is an improvement approach which is demanding both in time and resources, but which is flexible to use. It makes it possible to :

- conciliate long and medium term improvement,
- be « maintained » by new, controlled genetic variability contributions,
- be momentarily « frozen » if priority is given to extraction of varieties from the improved population.

The first step, which is determinant for the success of a recurrent selection programme, is the creation of the initial population with a wide genetic base. For this, the parents adopted can be used as the initial parents for a « pyramid » or « circular » cross-breeding scheme [Doussinault, 1981] ; the advantages of these two methods, compared with random cross-breeding, are the multiplication of the number of effective recombinations and the creation of a population consisting of individuals with balanced genotypes between the different original parents.

Various recurrent selection methods exist, which differ according to cross-breeding methods used for the species selected, either manual or by male sterility and depending on the genetic structure of the varieties extended, either in the form of pure lines or hybrids [Demarly, 1977].

At the Institut Sénégalais de Recherche Agronomique, C.N.R.A. in Bambey, a genetic improvement programme attempting to apply the methodology which has just been developed is currently being set up on groundnut. It is based on a « pyramid » cross scheme with eight varieties and consists of recurrent selection on tests carried out on progeny obtained through selfing.

### IV. — CONCLUSION

The major objective of a variety improvement programme based on recurrent selection is, as in all basic work, to obtain long-term maximum progress. However, this constraint is self-imposed when the objective pursued is the improvement of a character bringing into play the physiology of the plant in such a comprehensive and integrated way. For such a character, short-term improvement can only be limited.

**AVEZ-VOUS PENSÉ À VOUS RÉABONNER ?**

**HAVE YOU REMEMBERED TO RENEW YOUR SUBSCRIPTION ?**

**NO SE OLVIDE DE RENOVAR LA SUSCRIPCIÓN A NUESTRA REVISTA**